ПАРАЗИТОЛОГИЯ, VIII, 4, 1974

УДК 576.895.121

СОСТОЯНИЕ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ СИСТЕМАТИКИ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ (CESTOIDEA RUD., 1808)[1]

М. Н. Дубинина

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В статье рассматриваются своеобразные особенности *Cestoidea*, отличающие их от других классов *Plathelmintes*, изучение которых имеет большое значение для понимания филогении и эволюции этих специализированных паразитов кишечника позвоночных животных. Критически пересматриваются системы отрядов. Основным диагностическим признаком отрядов служит в первую очередь характер их органов прикрепления. Строение половой системы как консервативный признак имеет второстепенное значение. Анализ распространения цестод разных отрядов среди позвоночных животных показывает, что каждому классу окончательных хозяев свойственна своя специфичная фауна ленточных червей из представителей только определенных отрядов или отдельных их семейств — результат сопряженной эволюции этих глубоко специализированных паразитов и их окончательных хозяев.

Ленточные черви — это наиболее специализированная группа плоских червей, вся организация которых приспособлена к паразитизму в кишечнике позвоночных животных и к максимальному использованию во всех своих жизненных процессах организма хозяина. Своеобразие ленточных червей, отличающее их от других классов *Plathelminthes*, прежде всего выражается в стробиляции их тела.

В процессе исторического развития эволюция ленточных червей шла, с одной стороны, в направлении усложнения жизненного цикла, что было вызвано устанавливающимися пищевыми связями между различными группами животных-хозяев, и с другой — усовершенствования половой системы для выработки большого количества половой продукции, чем обеспечивалось возможное сохранение вида при усложнении их жизненного цикла. В результате этого половая система ленточных червей, хотя и сохранила общие черты строения с таковой других классов плоских червей, одновременно приобрела ряд особенностей, из которых наиболее значительной и присущей только этому классу паразитов стало образование у одной особи червей множественных половых комплексов — стробиляция. Из других своеобразных особенностей цестод следует отметить отсутствие у них кишечника, функцию которого выполняют покровные ткани всего тела, паразитирование на взрослой фазе исключительно (кроме *Archigetes*) в кишечнике позвоночных животных и глубокая специализация паразита к организму определенного хозяина или группе близких хозяев. Необходимость удержаться в кишечнике хозяина и противостоять его перистальтике привели к образованию у ленточных червей, паразитирующих у разных групп позвоночных, различно устроенных органов прикрепления, расположенных на сколексе.

Для понимания филогении и эволюции ленточных червей все эти своеобразные особенности должны быть в центре внимания специалистов.

---

[1] Материалы доклада на Совещании по паразитологическим проблемам (Ленинград, 12 XII 1973).

© Издательство «Наука», «Паразитология», 1974

Несмотря на большое своеобразие *Cestoidea*, они несомненно церкомероморфные, паренхиматозные плоские черви, имеющие общие корни с *Monogenoidea*, *Gyrocotyloidea* и *Amphilinoidea*, и составляющие все вместе надкласс *Cercomeromorpha* (Janicki) Bychowsky, типа *Plathelminthes*.

К классу ленточных червей (*Cestoidea* Rud., 1808) до недавнего времени относили также *Gyrocotilidea* — паразитов кишечника химер и *Amphilinidea* — полостных паразитов некоторых костистых рыб и черепах, считая их монозоичными цестодами. В настоящее время на основании морфологических признаков и особенностей биологии этих групп червей они выделены из цестод как самостоятельный класс *Cestodaria* (Wardle a. McLeod, 1952; Joyeux et Baer, 1961) или как два самостоятельных класса — *Gyrocotyloidea* (Быховский, 1937, 1957) и *Amphilinoidea* (Дубинина, 1971, 1974), ближе стоящие к *Monogenoidea*, чем к *Cestoidea*.

Система высших таксонов цестод — отрядов в последние два десятилетия претерпела большие изменения. Число отрядов ленточных червей с 6 (*Tetraphyllidea* Carus, 1863; *Diphyllidea* Beneden in Carus, 1863; *Trypanorhyncha* Diesing, 1863; *Pseudophyllidea* Carus, 1863; *Cyclophyllidea* Beneden in Braun, 1900; *Aporidea* Fuhrmann, 1933) увеличилось до 10—11. Это увеличение в основном произошло за счет выделения из «старых» отрядов морфологически и биологически обособленных групп цестод в самостоятельные «новые» отряды.

Большие новшества в систему отрядов цестод внесли Уордл и Мак-Леод (Wardle and McLeod, 1952). Наибольшим изменениям подверглось содержание отр. *Tetraphyllidea*, из которого было выделено еще 3 отряда — *Proteocephala*, *Lecanicephala* и *Disculicepitidea* и в меньшей мере *Pseudophyllidea*, от которого они отделили в самостоятельный отряд своеобразную группу монозоичных цестод — *Caryophyllidea* и выделили сем. *Cyathocephalidae* как новый отр. *Spathebothridea*. По существу из 5 установленных Уордлом и Мак-Леодом «новых» отрядов только за двумя (*Disculicepitidea* и *Spathebothridea*) можно сохранить их авторство, тогда как три остальных были выделены значительно раньше другими специалистами (*Lecanicephalidea* Baylis, 1920; *Proteocephalidea* Mola, 1928; *Caryophyllidea* Beneden in Olsson, 1893), с точкой зрения которых, к сожалению, не считались до работы канадцев.

Обоснованность разных отрядов системы Уордла и Мак-Леода далеко не одинакова. Однако существующие среди крупных зарубежных специалистов разногласия касаются самостоятельности только отдельных отрядов. Ямагути (Yamaguti, 1959), а также Жуайе и Бэр (Joyeux et Baer, 1961), критически пересматривая эту систему, соглашаются с автономностью большинства отрядов и одновременно вносят в нее свои коррективы. Так, Ямагути, признавая отр. *Lecanicephalidea* Baylis, 1920, вливает в него *Disculicepitidea*, а отр. *Caryophyllidea* Beneden in Olsson, 1893, как монозоичных цестод, переносит даже в подкласс *Cestodaria*. Жуайе и Бэр, наоборот, не признают автономности *Caryophyllidea*, считая их семейством отр. *Pseudophyllidea*, куда возвращают так же, как сем. *Cyathocephalidae* — отр. *Spathebothridea*. Одновременно из *Pseudophyllidea* они выделяют в самостоятельный отряд сем. *Haplobothriidae* Meggitt, 1924 с единственным видом *Haplobothrium globuliformis*, паразитирующим в ильной рыбе (Amia), а из *Cyclophyllidea* как самостоятельный отряд *Tetrabothridea* Baer. — паразитов морских млекопитающих и птиц. Кроме того, Жуайе и Бэр, считая вполне обоснованным выделение из *Tetraphyllidea* отр. *Proteocephalidea* Mola, 1928 (=*Ichthyotaeniidea*) — паразитов пресноводных рыб, сомневаются в самостоятельности отр. *Lecanicephalidea*.

Вопреки иностранным специалистам большинство советских гельминтологов, уделяя большое внимание монографическому изучению и разработке систем отдельных семейств и родов ленточных червей в отношении отрядов придерживаются в основном старой системы Фурмана (Fuhrmann, 1930, 1931). Так, Спасский (1958), критикуя систему Уордла и Мак-Леода, считает правомочным признать лишь 4 отряда (*Tetraphyllidea*, *Trypanorhyncha*, *Pseudophyllidea*, *Cyclophyllidea*). В отр. *Tetraphyllidea*, кроме *Lecanicephalidea* (паразитов селяхий), он возвращает *Proteocephalidea* (паразитов пресноводных рыб, амфибий и рептилий) и совершенно необосновано включает в него *Nippotaeniidea* Yamaguti, 1939 (небольшая группа своеобразных цестод пресноводных рыб) и *Tetrabothria* (паразитов теплокровных животных), по своей организации относящихся к высшим цестодам. Шульц и Гвоздев (1970) в 1-м томе «Основы гельминтологии» полностью придерживаются системы Спасского, но признают самостоятельность отр. *Caryophyllidea* (по авторам *Caryophyllaeidea*). Особенно досадно, что они, как и Спасский, к отряду *Tetraphyllidea*, кроме *Proteocephalidea*, относят также *Nippotaeniidea* и *Tetrabothria*, с чем согласиться никак нельзя.

Одним из основных диагностических признаков крупных таксономических единиц ленточных червей является прежде всего характер их органов прикрепления, которые в процессе эволюции этих червей формировались и усовершенствовались в определенных условиях кишечника различных групп позвоночных животных. В основном по характеру органов прикрепления различают отряды ленточных червей. Так, например, у представителей разных отрядов ленточных червей, паразитирующих у селяхий, каждый имеет определенный характер вооружения сколекса.

У представителей отр. *Trypanorhyncha* основными органами прикрепления к стенкам кишечника хозяев служат, как всем известно, четыре вооруженные крючьями хоботка; дополнительными органами являются сидячие ботридии в числе четырех, а чаще двух, образованных от слияния пар на вентральной и дорзальной сторонах сколекса. У представителей отряда *Tetraphyllidea*, наоборот, основными органами прикрепления служат сильно развитые сидячие или стебельчатые ботридии, чрезвычайно различные по форме; в качестве дополнительных органов у разных групп внутри отряда появляются присоски или различно устроенные крючья. У представителей отр. *Lecanicephalidea* ботридий нет совсем. Все представители снабжены четырьмя типичными, обычно слабо развитыми боковыми присосками; более прочным органом прикрепления служит у них терминальное устройство в виде глубокой чашевидной присоски, выворачивающейся и прочно закрепляющей паразита или терминальное углубление, из которого выступают щупальцевидные лопасти.

Органы прикрепления у ленточных червей других отрядов также имеют своеобразный характер.

У представителей отр. *Pseudophyllidea*, распространенных среди всех классов позвоночных, но преимущественно у костистых рыб, прикрепительный орган ограничивается двумя, в различной степени развитыми ботриями, и сравнительно редко, у отдельных групп, их дополняют крючья, сидящие на теменной пластинке или непосредственно на сколексе. У представителей отр. *Proteocephalidea*, паразитирующих в основном у пресноводных рыб, реже у амфибий и рептилий, сколекс снабжен четырьмя типичными мышечными присосками, в дополнение к которым у отдельных групп видов имеются теменные присоски или терминальный орган с короной своеобразных крючочков (*Gangesia*). У представителей отр. *Cyclophyllidea*, распространенных преимущественно среди теплокровных животных, органы прикрепления, так же как и у *Proteocephalidea*, представлены четырьмя типичными присосками, сидящими по бокам сколекса, и очень часто, в дополнение к ним, у представителей разных семейств имеется в различной степени развитый хоботок, вооруженный крючьями. Форма крючьев у разных систематических групп *Cyclophyllidea* весьма разнообразна. Обычно они размещаются на вершине хоботка, реже занимают весь хоботок, встречаются также и на присосках.

В эволюции цестод способ прикрепления их к стенкам кишечника хозяина шел в нескольких направлениях, детальное изучение которых имеет большое значение для установления филогенетических связей внутри класса.

Обращает внимание то, что среди низших отрядов цестод, паразитирующих у холоднокровных животных, наиболее сложные и прочные органы прикрепления имеют представители тех отрядов, которые паразитируют у селяхий, что несомненно связано с особенностями строения пищеварительной системы и физиологической активностью пищеварения у этих рыб.

Строение половой системы у ленточных червей как диагностический признак отрядов имеет второстепенное значение. Формирование и усовершенствование половой системы у цестод, направленное на увеличение

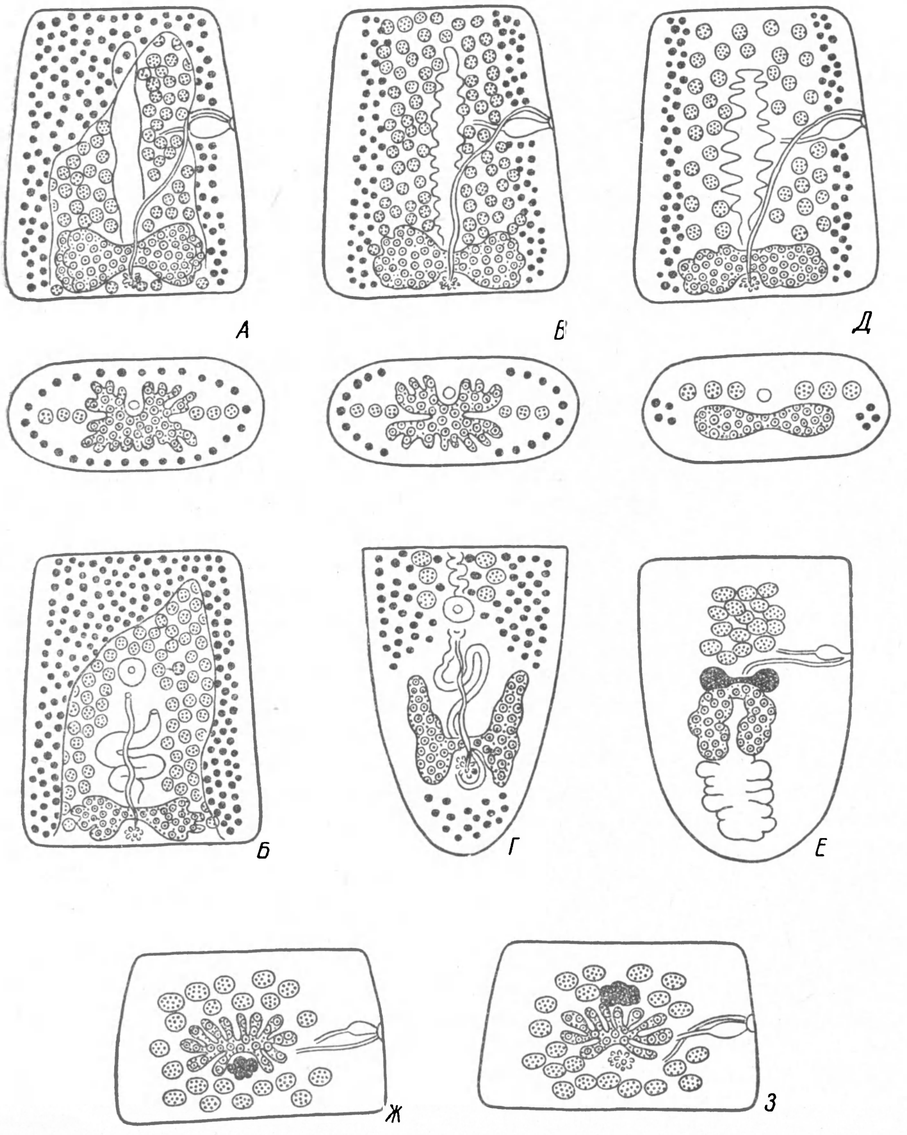

Схема строения половой системы у представителей разных отрядов ленточных червей.

А — *Trypanorhyncha*, часть *Pseudophyllidea* (4 семейства); *Б* — *Pseudophyllidea*; *В* — *Tetraphyllidea*, *Lecanicephalidea*; *Г* — *Caryophyllidea*; *Д* — *Proteocephalidea*; *Е* — *Nippotaeniidea*; *Ж—З* — *Cyclophyllidea* (*З* — подотряд *Tetrabothriata*).

половой продукции, по-видимому, происходило на ранних этапах их приспособления к паразитизму в кишечнике позвоночных животных. В дальнейшем, достигнув относительного совершенства, строение половой системы стабилизировалось и сохранилось до сих пор у современных низших групп цестод — паразитов холоднокровных животных. В результате у представителей разных отрядов современных цестод, исключая *Cyclophyllidea*, наблюдается большое сходство и однообразие в строении, форме и расположении всех половых желез, а в большинстве случаев и половых протоков (см. рисунок). Так, у всех низших цестод яичник двухлопастной и обычно находится у заднего края членика. Многочисленные, округлой формы семенники располагаются впереди яичника, занимая всю среднюю часть медулярной паренхимы до переднего края членика или проходят двумя широкими боковыми полосами. Некоторые различия касаются расположения и общей массы желточников, представленных многочисленными фолликулами. У представителей отрядов *Trypanoryncha* и *Pseudophyllidea* желточные фолликулы, располагаясь в медулярной паренхиме, одним слоем окутывают членик со всех сторон (см. рисунок *А*, *Б*), у представителей отрядов *Tetraphyllidea* и *Lecanicephalidea* они отступают к боковым зонам (см. рисунок, *В*), а у видов отр. *Proteocephalidea* желточники обычно располагаются в виде двух боковых тяжей (см. рисунок, *Д*). У видов отр. *Caryophyllidea* можно наблюдать все указанные варианты расположения желточников (см. рисунок, *Г*). Половые поры у большинства ленточных червей разных отрядов открываются латерально, и только у части *Pseudophyllidea* (6 сем.) и у всех *Caryophyllidea* они располагаются вентрально. Матка замкнутая в виде неправильной формы продольного ствола с боковыми дивертикулами (*Trypanorhyncha*, *Tetraphyllidea*, *Lecanicephalidea*, большинство *Proteocephalidea*) или имеет вид извитой трубки, открывающейся специальной по́рой на вентральной или дорзальной стороне (*Pseudophyllidea*, *Caryophyllidea*; см. рисунок, *Б*, *Г*).

Это большое единообразие в строении, форме и расположении половых желез у различных отрядов низших цестод указывает на их относительное совершенство и оправданную эволюцией целесообразность.

У филогенетически более молодого отряда *Cyclophyllidea*, в основном паразитов теплокровных животных, половая система обнаруживает ряд своеобразных черт в строении отдельных желез (особенно желточников) и большое разнообразие в их взаиморасположении и развитии дополнительных образований.

В противовес низшим отрядам цестод у *Cyclophullidea* желточники развиты слабо и имеют особый характер (см. рисунок, *Ж*, *З*). В каждом половом комплексе желточник представлен одним, обычно неправильной формы, более или менее компактным образованием, реже он сетчатый (*Taenia*).

У цестод уменьшение массы желточников, а вместе с этим и сокращение в них запасов питательных веществ, закономерно связано с перемещением эмбрионального развития яиц и формирование в них онкосфер из внешней среды (у низших цестод) в материнский организм (у высших цестод). Так, уже у представителей отряда *Proteocephalidea*, эмбриональное развитие яиц у которых происходит в матках стробил, можно наблюдать сокращение общей массы желточников по сравнению с таковой у других низших червей, эмбриональное развитие яиц которых происходит во внешней среде. У высших цестод — *Cyclophyllidea* процесс сокращения массы желточников выражен еще ярче. Как показали гистохимические исследования (Гинецинская, Пальм, Беседина, Тимофеева, 1971), желточники такого типа лишены запасов питательных веществ, в них содержатся лишь скорлуповые гранулы, идущие на построение оболочки сложного яйца; источником же энергии, необходимой для развития зародыша, очевидно, служат запасы гликогена, сосредоточенные в паренхиме материнского организма.

Желточники у *Cyclophyllidea* всегда располагаются рядом с яичником, часто углубляясь в него. Яичник многодольчатый, обычно имеет веерообразную или розетковидную форму, реже двулопастной или неправильной асимметричной формы. Чаще он располагается в середине членика или несколько смещен от средней линии в сторону расположения половых пор.

Семенники, как и в других отрядах цестод, округлой формы и, как правило, многочисленные. Однако среди высших цестод (отр. *Cyclophyllidea*) у представителей различных семейств можно совершенно четко проследить процесс олигомеризации их; сотни мелких семенников в члениках у *Taeniidae*, десятки семенников средней величины у *Anoplocephalidae*, *Dilepididae* и *Davaineidae* и 4—1 очень крупных семенника у *Hymenole-*

pididae, некоторых *Dilepididae* и *Davaineidae*. Обычно семенники располагаются позади и по бокам от яичника или окружают яичник со всех сторон, реже впереди яичника, как у низших цестод (см. рисунок).

Большое разнообразие в отряде *Cyclophyllidea* обнаруживается в устройстве других частей половой системы, а именно в строении копулятивного аппарата — цирруса, различных дополнительных его образований, в строении и форме матки и других особенностей половой системы, а также в характере стробил и процессах стробиляции. В результате, у представителей отряда *Cyclophyllidea*, в противоположность низшим отрядам цестод, строение половой системы имеет большое систематическое значение. Почти все представители филогенетически более молодого отряда *Cyclophyllidea* паразитируют у теплокровных животных, причем по численности это самый крупный отряд, насчитывающий более двух тысяч видов, тогда как число видов всех вместе взятых других отрядов составляет только половину этого количества, немногим более одной тысячи (см. таблицу).

Распространение взрослых цестод разных отрядов среди позвоночных животных

Отряды *Cestoidea*	Селяхии	Костистые рыбы		Амфибии	Рептилии	Млекопитающие, t = 37°	Птицы, t = 41°
		морские	пресноводные и проходные				
Trypanorhyncha	11 (243)	Larva	—	—	—	—	—
Tetraphyllidea . .	4 (186)	Larva	—	—	—	—	—
Lecanicephalidea	5 (43)	Larva?	—	—	—	—	—
Diphyllidea . . .	1 (11)						
Pseudophyllidea .	—	7 (87)	6 (48)	2 (4)	1^{x} (12)	1^{x} (60)	3^{x} (20)
Caryophyllidea . .	—	—	3 (76)	—	—	—	—
Nippotaeniidea . .	—	—	1 (1—2)	—	—	—	—
Proteocephalidea .	—	—	2 (132)	1^{*} (16)	1^{*} (65)	—	—
Cyclophyllidea . .	—	—	—	$1^{\bullet}$ (15)	$3^{\bullet}$ (55)	8 (>600)	12 (~ 1400)
Aporidea	—	—	—				1 (4)

Примечание. В графах дано число семейств цестод, цифры в скобках — число видов данного отряда. Общие сем.: x — *Diphyllobothriidae*; * — *Ophiotaeniidae*; • — *Nematotaeniidae* (составлено по Yamaguti, 1959; Фрезе, 1965; Mackiewicz, 1972).

Такое большое число видов и морфологическое разноообразие в строении представителей этого отряда несомненно связано с теплокровностью их хозяев. Не вызывает сомнения, что температура тела окончатнльных хозяев этого отряда цестод оказала исключительно большое влияние на ход их эволюции и темпы видообразования. Причем, как можно видеть, чем выше температура тела животных, тем богаче и разнообразнее у них фауна ленточных червей: у млекопитающих, температура тела которых равна 37°, насчитывается около 600 видов цестод, у птиц же при 41° число видов превышает 1400 (число видов дано по Yamaguti, 1959); при этом в фауне цестод птиц по сравнению с таковой млекопитающих обнаруживается большее число семейств, часть которых представлена чрезвычайно своеобразными, аберрантными формами (*Amabiliidae*, *Acoleidae* и др.), встречающимися у узкого круга хозяев.

Анализируя морфо-биологические особенности разных групп ленточных червей и учитывая литературные данные по обоснованию различными авторами отрядов в системе цестод, мы признаем правомочным 9 отрядов и 1 отряд (*Aporidea*) принимаем условно (см. таблицу). Каждый из этих отрядов характеризуется определенным типом органов прикрепления в сочетании с особенностями строения половой системы и четкой приуроченностью к паразитированию в определенных крупных группах позвоночных животных. Последнее имеет большое значение для понимания филогении и эволюции отдельных отрядов цестод.

Не останавливаясь на обосновании тех отрядов, которые признают все специалисты с давних пор, коснусь только тех, которые вызывают разногласия.

Отр. Lecanicephalidea Baylis, 1920. Придавая большое систематическое значение характеру органов прикрепления у цестод, о чем уже было сказано, мы соглашаемся с теми авторами (Wardle a. McLeod, 1952; Yamaguti, 1959), которые считают эту группу цестод самостоятельным отрядом. Хотя строение половой системы у *Lecanicephalidea* и обнаруживает большое сходство с *Tetraphyllidea*, в ней наблюдается процесс олигомеризации семенников, что говорит о филогенетически более молодом возрасте этого отряда. Однако нужно иметь в виду, что представители этого отряда, как и других, паразитирующие у селяхий, изучены еще очень слабо.

Отр. Proteocephalidea Mola, 1928 — ленточные черви в основном пресноводных рыб, реже амфибий и рептилий, был установлен еще в 1928 г. Однако из-за сходного строения половой системы этих червей с таковой у представителей *Tetraphyllidea* паразитов селяхий, *Proteocephalidea* долго и упорно объединяли с последними в один отряд. В последнее время, учитывая консерватизм этого признака у низших цестод и своеобразные особенности в морфологии, биологии и онтогенезе *Proteocephalidea*, они справедливо были выделены из *Tetraphyllidea* в самостоятельный отряд (Wardle a. McLeod, 1952; Yamaguti, 1959; Joyeux et Baer, 1961; Дубинина, 1962; Hoffman, 1967), который в настоящее время признают все крупные зарубежные специалисты и советские ихтиопаразитологи. Однако ряд наших известных цестодологов — Спасский (1958), Фрезе (1965), а вслед за ними и Шульц и Гвоздев (1970) в книге «Основы гельминтологии» остаются на прежних позициях, считая *Proteocephalidea* лишь подотрядом отряда *Tetraphyllidea*. Между тем их доказательства близкой общности *Proteocephalidea* с *Tetraphyllidea*, с одной стороны, и с *Cyclophyllidea*, с другой, подтверждают необходимость выделения этой группы в самостоятельный отряд. Как уже отмечалось, *Proteocephalidea* с *Tetraphyllidea* сближает сходное строение половой системы. Отличительными же особенностями *Proteocephalidea* кроме иного характера вооружения сколекса, являются: созревание яиц в матке до полного развития в них онкосфер; цикл развития у большинства форм протекает не с двумя, а с одним промежуточным хозяином — ракообразным; у ряда *Proteocephalidea* для фазы процеркоида характерна инвагинация сколекса, что соответствует типу личинки цистицеркоид. Все эти признаки сближают *Proteocephalidea* с высшими цестодами. Спасский (1958), возражая против предложенного Рейзером (Riser, 1955) разделения всех цестод на два надотряда, в один из которых вошли все низшие цестоды, включая и *Proteocephalidea*, а в другой только *Cyclophyllidea*, совершенно справедливо указывает на наличие между группой *Proteocephalidea* и отрядом *Cyclophillidea* довольно тесного родства, выражающегося, кроме морфологического сходства взрослых особей, сходством в их экологии, онтогенезе, в тонких деталях развития ларвоцист и т. д. Из всех этих доказательств ясно вытекает, что *Proteocephalidea* занимают среднее положение между низшими отрядами цестод — паразитов селяхий, и высшими цестодами теплокровных животных — *Cyclophyllidea*.

Несмотря на это Спасский не выделяет *Proteocephala* в самостоятельный отряд, однако, «желая оттенить» их своеобразие, устанавливает для них подотряд в пределах отряда *Tetraphyllidea*. Еще более непоследовательным оказался Фрезе (1965). Отвергая теорию происхождения *Proteocephalidea* непосредственно от современных *Tetraphyllidea* (La Rue, 1914; Harwood, 1933), он пишет: «Безусловно имеющееся морфологическое сходство в анатомии цестод этих двух подотрядов (т. е. *Proteocephalata* Spassky, 1957 и *Tetraphyllata* Spassky, 1957) гораздо легче объяснить дивергенцией от общих предков или (в отдельных случаях) возникновением конвергентных признаков, чем на этом основании говорить о происхождении широко распространенной группы паразитов пресноводных рыб, амфибий и рептилий от узко специализированных паразитов древней и самобытной группы акуловых рыб» (Фрезе, 1965, стр. 39). Фрезе считает, что современные *Tetraphyllidea* и *Proteocephalidea* произошли от общих предковых форм, как два самостоятельных ствола, эволюционирующих в разных направлениях. Нам кажется этого вполне достаточно, чтобы считать *Proteocephalidea* самостоятельным отрядом, представители которого обладают более высоким уровнем организации и занимают среднее положение между отрядами *Tetraphyllidea* и *Cyclophyllidea*. В монографической сводке Фрезе (1965), посвященной этому отряду (по автору — подотряд), очень полно представлена мировая фауна этой группы, приведены сведения о морфологии, биологии и распространению видов, разработана систематика и филогенетические взаимоотношения внутри отряда.

Отр. Nippotaeniidea Yamaguti, 1939 установлен для двух видов своеобразных цестод, паразитирующих у пресноводных бычковых рыб и пока обнаруженных только в Японии и в Амуре (Амурская переходная область). Черви этого отряда характеризуются необычным органом прикрепления, представленным глубоко погруженной сильно мускулистой присоской (скорее капсулой), терминальное отверстие которой окружено особым сфинктероподобным кутикулярным образованием, имеющим на поверхности концентрические полосы. Строение половой системы у этих червей (см. рисунок, *Е*) сходно с таковой высших цестод (смещение яичника к середине членика, компактный гантелеподобный желточник, олигомеризация семенников, необычное положение матки, созревание яиц в матке). Пока трудно определить место этой своеобразной группы червей среди известных отрядов цестод. Однако нет никаких оснований помещать их в отряд *Tetraphyllidea*, как это делает Спасский (1958).

В системе, предложенной Спасским (1958) и принятой в книге «Основы гельминтологии», в отряде *Tetraphyllidea* совершенно необоснованно оказалась также и *Tetrabothriata* — группа циклофиллидных цестод, паразитирующих у теплокровных — морских млекопитающих и птиц. Отличительными особенностями этих червей является сильное развитие на сколексе мышечных присосок с ушковидными выростами на их переднем крае. Своеобразие половой системы сводится лишь к смещению компактного, как и у всех *Cyclophyllidea*, желточника вперед от яичника и наличия сильно мускулистого полового атриума (см. рисунок, *З*). Учитывая эти особенности, Скрябин (1940) счел необходимым для *Tetrabothriata* обосновать специальный подотряд в пределах отряда *Cyclophyllidea*. Значительно позже Бэр (Baer in Joyeux et Baer, 1961) после тщательного изучения всей группы этих цестод нашел возможным выделить их в самостоятельный отряд *Tetrabothridea*, близкий к *Cyclophyllidea*. Мы придерживаемся точки зрения Скрябина, принимая их как подотряд отряда *Cyclophyllidea*, и считаем недопустимо ошибочным отнесение их к низшим червям отряда *Tetraphyllidea*.

Отр. Caryophyllidea Beneden in Olsson, 1893 — группа монозоичных цестод, узко адаптирована к паразитизму в кишечнике пресноводных рыб отряда карпообразных (*Cypriniformes*) и в своем развитии тесно связанных с олигохетами. Строение половой системы у представителей этой группы цестод очень сходно с таковой у ряда семейств отр. *Pseudophyllidea* (см. рисунок), на основании чего их длительное время рассматривали только как семейство этого отряда (Hunter, 1930; Joyex et Baer, 1961). Отличительными особенностями *Caryophyllidea* от *Pseudophyllidea* является их монозоичность, своеобразие органов прикрепления, упрощенный цикл развития (с одним промежуточным хозяином) и особенности в экологии. Многочисленные исследования, предпринятые в последнее десятилетие по всестороннему изучению этой группы цестод (Mackiewiez, 1972; Кулаковская, 1969; Демшин, 1971, и др.), привели специалистов к выводу о самостоятельности отр. *Caryophyllidea*. Благодаря этим работам *Caryophyllidea* оказались одной из хорошо изученных групп цестод как в отношении их фауны, распространения, морфологии и биологии, так и систематики отряда (Mackiewicz, 1972).

Отр. Aporidea Fuhrmann, 1933 представлен только несколькими видами цестод, паразитирующими под кутикулой мышечного желудка утиных птиц. Морфологически, по характеру стробилы и строению половой системы, *Aporidea* существенно отличаются от представителей отр. *Cyc-*

lophyllidea, на основании чего при описании они и были выделены в особый отряд. Однако, устанавливая таксономический ранг этой группы, нужно иметь в виду их необычную для цестод локализацию, с чем несомненно связаны существенные изменения в их морфологии. Именно это и дало основание ряду специалистов рассматривать *Aporidea* как аберрантную группу цестод отр. *Cyclophyllidea* (Wolffhügel, 1938; Гинецинская, 1944; Спасский, 1958; Шульц и Гвоздев, 1970).

Известно, что ленточные черви на взрослой фазе, как правило, относительно узкоспецифичные паразиты, приуроченные в своем распространении к определенным систематическим и биологическим группам животных. На основании статистических данных по распространению циклофилидных цестод еще Краббе (1869) сформулировал положение, что «каждой группе птиц соответствует определенная фауна цестод». Позже Фурман (1932) развил это положение и перенес на ленточных червей других групп животных.

Не останавливаясь на вопросах специфичности хочу обратить внимание на распространение представителей разных отрядов ленточных червей среди позвоночных животных (см. таблицу). Так, фауна цестод селяхии, включающая представителей четырех отрядов, совершенно обособлена. Она представлена узко специализированными формами, обладающими рядом признаков более низкой организации, чем цестоды, паразитирующие у других классов позвоночных. Связь этой фауны осуществляется лишь с морскими костистыми рыбами, в которых паразитируют личиночные формы этих цестод. Морские и проходные костистые рыбы являются вторыми промежуточными хозяевами цестод этих отрядов (см. таблицу).

Представители отр. *Pseudophyllidea* распространены почти у всех классов позвоночных, исключая селяхий. Однако в основном это паразиты костистых рыб морских, проходных и пресноводных. Характерно, что в морских и пресноводных рыбах паразитируют в основном представители одних и тех же семейств (*Amphicotylidae*, *Triaenophoriidae*, *Bothriocephalidae*, *Ptichobothriidae*, *Cyathocephalidae*), но, как правило, относящиеся к разным родам. При этом фауна псевдофилидных цестод морских рыб, как и самих хозяев, представлена большим разнообразием и бóльшим числом видов.

Фауна цестод амфибий вообще очень бедна. Из *Pseudophyllidea* у них известно только 4 вида: 2 вида сем. *Bothriocephalidae*, представители которого широко распространены среди костистых рыб, и 2 вида сем. *Cephalochlamydidae*, пока обнаруженные только в лягушках.

У теплокровных животных (млекопитающих и птиц) и у рептилий из *Pseudophyllidea* встречаются представители особых семейств (*Diphyllobothriidae*, *Ligulidae*), которые в своем распространении приурочены только к позвоночным указанных классов; при этом теплокровные животные получают их от костистых морских и пресноводных рыб, в которых развиваются плероцеркоидные личинки этих семейств цестод. Совершенно очевидно, что заражение теплокровных и рептилий цестодами отряда *Pseudophyllidea* произошло позже широкого распространения их среди рыб. Изученность представителей этого отряда различна. Лучше исследованы *Pseudophyllidea* теплокровных животных и пресноводных рыб, значительно хуже — проходных и морских. Последнее особенно касается представителей *Amphicotylidae*, *Bothriocephalidae* и *Ptychobothriidae*. Назрела необходимость их тщательной ревизии.

Представители отрядов *Caryophyllidae* и *Nippotaeniidae* в своем распространении приурочены только к определенным систематическим группам пресноводных рыб.

Цестоды отряда *Proteocephalidae* распространены среди пресноводных рыб, амфибий и рептилий (см. таблицу); при этом фауна цестод разных классов позвоночных систематически строго разграничена; у рыб распространены представители семейств *Proteocephalidae* и *Monticelliidae*, у амфибий и рептилий — *Ophiotaeniidae* (Фрезе, 1965).

Cyclophyllidea, как уже отмечалось, преимущественно паразиты теплокровных животных (млекопитающих, птиц) и реже холоднокровных — амфибий и рептилий; при этом у амфибий встречаются представители особого семейства — *Nematotaeniidae*, из которых только один вид указывается и для рептилий. У последних же фауна циклофилидных (также как и псевдофилидных) цестод ближе стоит к таковой теплокровных, и в частности к млекопитающим (см. таблицу). Так, из 55 видов цестод этого отряда, известных из рептилий, 52 относятся к представителям сем. *Anoplocephalidae* — паразитов, широко распространенных среди млекопитающих (210 видов) и в меньшей мере у птиц (41 вид).

Фауна цестод млекопитающих, как уже отмечалось, беднее таковой птиц, однако она включает представителей 7 семейств, общих для обоих классов; при этом из крупных семейств представители *Anoplocephalidae* и *Taeniidae* численно преобладают у млекопитающих, а представители *Davaineidae*, *Dilepididae* и *Hymenolepididae* — у птиц, что обусловлено исторически сложившимся образом жизни различных групп теплокровных и их трофическими связями с промежуточными хозяевами разных семейств цестод.

Изучению представителей отр. *Cyclophyllidea* всегда уделялось большое внимание. Кроме многочисленных работ, посвященных фауне, морфологии, биологии и систематики отдельных групп этих цестод, советскими специалистами составлены и опубликованы монографические сводки по основным крупным семействам отряда (Спасский, 1951, 1963; Матевосян, 1963, 1969; Абуладзе, 1964; Артюх, 1966; Спасская, 1966, и др.). Однако систематика этих семейств, так же как и система отрядов, разработаны еще очень слабо.

Итак, при анализе распространения цестод разных отрядов среди позвоночных животных бросается в глаза, что каждому классу окончательных хозяев свойственна своя специфическая им (на уровне отряда или семейства) фауна ленточных червей (см. таблицу).

Изучение филогенетических связей и направлений, по которым эволюционировали различные группы (отряды, семейства и т. д.) цестод, паразитирующие в настоящее время у различных систематических и экологических групп позвоночных, должны базироваться на тщательном исследовании морфологии, онтогенеза и тесных взаимоотношений паразитов с их хозяевами на всех фазах жизненного цикла. При этом следует иметь в виду сопряженный ход эволюции этих специфичных паразитов и их окончательных хозяев. На этих же принципах базируется и построение естественных систем отдельных таксонов ленточных червей. Отправным моментом в построении любой системы является вид, а поэтому к изучению и описанию видов необходимо подходить с особенной тщательностью. Настоятельно требуется унификация методов исследования, что имеет большое значение для правильной дифференциации видов.

Исходя из слабой изученности цестод отдельных групп животных для решения вопросов систематики, необходимы прежде всего фаунистические исследования и в первую очередь цестод, паразитирующих у селяхий (*Tetraphyllidea*, *Trypanorhyncha* и др.) и у морских костистых рыб (*Pseudophyllidea*). Изучение цестод селяхий — более древних рыб современной фауны — имеет большое значение для установления филогенетических связей и эволюционных направлений в разных группах этих паразитов.

В теоретическом плане для решения вопросов происхождения цестод и их филогенетических взаимоотношений с другими классами плоских червей, как уже было сказано, необходимо особенное внимание обратить на те морфологические особенности, которые отличают их от других *Plathelminthes*. К таким особенностям, прежде всего, относится стробиляция — сложный, совершенно не изученный процесс последовательного образования большого числа члеников с половыми комплексами и последовательным их созреванием и выведением яиц во внешнюю среду. На ранних этапах эволюции цестод стробиляция стала исключительно благоприятным приспособлением этих паразитов к обитанию в кишечнике позвоночных.

Заслуживает внимания также изучение покровных тканей ленточных червей, которые заменили им кишечник. В последнее время с применением новых методов исследования (электронной микроскопии, гистохимии, биохимии и др.) уже получены некоторые сведения о морфо-физиологической структуре покровных тканей цестод и ее роли в пищеварении, но сведения эти иногда противоречивы, и требуются дополнительные исследования и глубокий их анализ. Эти работы непосредственно связаны с практикой борьбы с ленточными червями.

Литература

Абуладзе К. И. 1964. Тениаты — ленточные гельминты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы цестодологии, 4 : 1—530.

Артюх Е. С. 1966. Давэнеаты — ленточные гельминты диких и домашних животных. Основы цестодологии, 6 : 1—511.

Быховский Б. Е. 1937. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. АН СССР : 1353—1383.

Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР : 1—509.

Гинецинская Т. А., Пальм В., Беседина В. В. и Тимофеева Т. А. 1971. Закономерности отложения запасных питательных веществ в желточниках плоских червей. Паразитология, 5 (2) : 147—154.

Дубинина М. Н. 1962. Класс ленточные черви (Cestoidea, Rud., 1808). Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Изд. АН СССР : 384—438.

Дубинина М. Н. (Dubinina M. N.) 1971. Le developpement postembryonnaire de l'Amphilina foliacea (Rud.) et la place des Cestodaria dans la classifica tion des Plathelminthes. Comptes-rendus 1er Multicolloque européen de parasitologie, Rennes: 61—62.

Дубинина М. Н. 1974. Развитие Amphilina foliacea (Rud.) на всех фазах жизненного цикла и положение Amphilinidea в системе плоских червей. Паразитол. сб. ЗИН, 26.

Демшин Н. И. 1966. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов. Автореф. канд. дисс., Владивосток : 1—23.

Кулаковская О. П. 1969. Цестоды пресноводных рыб Украинской СССР. Автореф. докт. дисс., Киев : 1—45.

Матевосян Е. М. 1963. Дилепидоиды — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии, 3 : 1—687.

Матевосян Е. М. 1969. Парутериноидеи — ленточные гельминты домашних и диких птиц. Основы цестодологии, 7 : 1—303.

Скрябин К. И. 1940. К перестройке систематики цестод отряда Cyclophyllidea (цепни). Зоол. журн., 19 (1) : 3—12.

Спасская Л. П. 1966. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. Изд. «Наука»: 1—698.

Спасский А. А. 1951. Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии, 1 : 1—735.

Спасский А. А. 1958. Краткий анализ системы цестод. Československá parasitologie, 5 (2) : 163—171.

Спасский А. А. 1963. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. Основы цестодологии, 2 : 1—417.

Фрезе В. И. 1965. Протеоцефаляты — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. Основы цестодологии, 5 : 1—538.

Шульц Р. С. и Гвоздев Е. В. 1970. Основы общей гельминтологии. Изд. «Наука», 1 : 238—319.

Fuhrmann O. 1930, 1931. Cestoda. Zweite Unterklasse der Cestoidea. Kükenthal's und Krumbach's Handb. Zool., 2 (3—4) : 181—416.

Fuhrmann O. 1932. Les ténias des oiseaux. Mémoires de l'Université de Neuchâtel, 8 : 1—354.

Fuhrmann O. 1933. Un Cestode aberrant. Bull. Soc. Sc. Nat. Neuchâtel, 58 : 107—120.

Harwood D. P. D. 1933. The helminths parasitic in water moccasin, with a discussion on the characters of Proteocephalidae. Parasitology, 25 : 130—142.

Hoffman G. 1967. Parasites of North American Freshwater Fishes. University of California Press. Berkley a. Los-Angelos : 1—486.

Hunter G. W. 1930. Studies on the Caryophyllaeidae of North America. Illinois Biol. Monogr., 11 (1927) : 1—186.

Joyeux Ch. et Baer J. G. 1961. Classe des Cestodes. Traité de Zoologie, 4:347—560.

Krabbe H. 1869. Resherches sur les tenias des oiseaux. Kgl. Danske, Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. og Math. Afd. 8 6 : 364—368.

La Rue G. R. 1914. A revision of the cestoda family Proteocephalidae. Illinois Biol. Monogr., 1 : 1—349.

Mackiewicz J. S. 1972. Parasitological Review Caryophyllidea (Cestoidea): A Review. Exper. Parasitol., 31 : 417—512.

Riser N. W. 1955. Studies on cestode parasites of sharks and skates. Journ. Tennessee Acad. Sci., 30 (4) : 265—311.

Wardle R. A., McLeod J. A. 1952. The Zoology of Tapeworms. Minneapolis : 1—780.

Wolffhügel K. 1938. Nematoparataeniidae. Z. Infektionskr. u Hyg. Haustiere, 53 : 9—42.

Yamaguti S. 1959. The cestodes of vertebrates. Systema helminthum, 2, N. Y.—London : 1—860.

THE STATE AND IMMEDIATE GOALS OF TAXONOMY OF CESTODES (CESTOIDEA RUD., 1808)

M. N. Dubinina

SUMMARY

The paper deals with peculiarities of Cestodes which distinguish them from other classes of *Plathelminthes.*A study of these peculiarities is of great importance for understanding phylogeny and evolution of these specialized parasites of the intestine of vertebrate animals. Basing on morphological and biological characters of different groups of cestodes and reviewing critically the systems of existing orders the author accepts the autonomy of 9 orders (*Trypanorhyncha*, *Tetraphyllidea*, *Lecanicephalidea*, *Diphyllidea*, *Pseudophyllidea*, *Caryophyllidea*, *Nippotaeniidea*, *Proteocephalidea*, *Cyclophyllidea*) and one order (*Aporidea*) — conditionally. The main diagnostic feature of the above orders is the character of their attaching organs. The structure of genital system, as a conservative feature, is of secondary importance.

The analysis of distribution of cestodes of various orders among vertebrate animals shows that every class of definitive hosts has its own specific fauna of cestodes which consists of members of definite orders or of members of their families. A study of phylogenetic relations and trends in the evolution of different groups of cestodes parasitic in various systematic and ecological groups of vertebrates as well as the elaboration of systems of taxons of these worms must be based on a careful investigation of morphology, ontogenesis and interrelationships between the parasites and their hosts at every stage of the life cycle. Closely connected processes of the evolution of these highly specialized parasites and their definitive hosts also must be taken into account.